植物分类与资源学报 2012, **34** (3): 239~247
Plant Diversity and Resources DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.12030

花色多样性与变异的研究进展*

汤晓辛[1,2], 黄双全[1**]
(1 武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉 430072; 2 贵州师范大学生命科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘要: 花的颜色不仅在不同物种之间有着丰富的多样性, 同一物种的不同居群或个体之间也有着花色的多态性, 同一花中的不同器官甚至同一类型的器官也有颜色差异。了解花色多样性的形成和维持机制, 有助于揭示花的演化。经典的观点认为, 花色是植物提供给传粉者的视觉信号, 能促进传粉和提高觅食效率。在分析花色多样性的基础上, 本文介绍了4种不同的研究方法, 并论述了当前解释花色多样性的3个主要假说。提出今后的研究有必要结合系统发育的分析方法, 综合考虑传粉者、植食动物、物理环境等多个因子的选择作用, 才能深入理解花色的多样性与演化。

关键词: 花色多态性; 传粉者吸引; 植食动物; 系统发育分析
中图分类号: Q 945.6 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0845(2012)03-239-09

Research Progress on Diversity and Variation in Flower Color

TANG Xiao-Xin[1,2], HUANG Shuang-Quan[1**]
(1 *College of Life Sciences*, *Wuhan University*, Wuhan 430072, China; 2 *School of Life Sciences*, *Guizhou Normal University*, Guiyang 550001, China)

Abstract: Flower color is extremely diverse not only among flowering plants, but also in different populations and/or individuals of the same species (i.e., flower color polymorphism). There is also color variation within the same or different floral structures. Understanding the formation and maintenance of the diversity of flower color provides a cue to unveil the evolution of flowers. A long standing view considers flower color functioning as visual signal for pollinators, which may facilitate pollen transfer and increase foraging efficiency. Here we introduce four aspects of flower color diversity at interspecific and intraspecific levels, four different methodologies of studying color variation, discuss three hypotheses that explain the color variation. Future studies combining phylogenetic analysis and involving multiple factors including pollinators, herbivores and environments will be much helpful for a better understanding the diversity and evolution of flower color.

Key words: Flower color polymorphism; Pollinator attraction; Herbivores; Phylogenetic analysis

在多彩的生命世界里, 花是颜色最为丰富多彩的器官。花色的多样性是因为花所含的色素种类、浓度和组合等不同, 引起花各部分颜色上的差异。虽然花萼、花瓣、雄蕊、雌蕊这四个部分都有颜色, 但一般人们所说的花色指的是花瓣的颜色。花色素的主要种类有类黄酮 (flavonoids)、类胡萝卜素 (carotenoids)、甜菜素 (betalains) 三大类。色素的不同组合导致花色的变异, 同时色素分子与金属离子结合、细胞pH值的改变等都能影响色素吸收的光波长, 引起花色的变化。研究表明除了色素之外, 含色素细胞的形状能影响花色的深浅 (Glover 和 Whitney, 2010), 如人们已认识到动物体表面或表层的嵴、纹、小面和颗粒能使光发生反射或散射作

* 基金项目: 国家杰出青年基金项目 (30825005)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: sqhuang@whu.edu.cn
收稿日期: 2012-03-12, 2012-04-12 接受发表
作者简介: 汤晓辛 (1984-) 男, 博士, 讲师, 研究方向: 传粉生物学。E-mail: txxfull@163.com

用，从而产生特殊的颜色效应（如鸟类的羽色、蝴蝶的翅色主要是由于光的干涉现象），这种结构色（structural colour）与色素着色无关就是这种现象。最近对野西瓜苗（*Hibiscus trionum*）等植物花瓣基部颜色随观察角度变化而颜色发生变化，即虹彩（Iridescence）现象的研究表明：花瓣表皮的条纹如同衍射的光栅，当从不同的角度看时表现出不同的颜色，形成了吸引传粉者的信号（Whitney 等，2009）。

人们已从不同的角度开展了花色的研究。在园艺和花卉上，开发不同颜色的品种为目的之一，例如培育蓝色玫瑰曾经是人们追求的一个梦想；生理学或植物化学领域则研究影响花色变异的分子等；在进化与生态学领域，人们一直在探寻花色多样性的适应意义。花是植物适应生殖的变态短枝，花色的生态功能是吸引传粉者吗？本文围绕这一问题，结合我们自己的认识，先简单介绍花色多样性的4个方面；然后讨论前人研究花色多样性的方法、提出的假说；最后展望了未来值得开展的工作，权作引玉之砖。

1 花色多样性

花色多样性可大致分为不同水平的4个方面的多样性：在物种之间，即种上水平，不同物种有着花色的多样性（flower color diversity）；在同一个物种，即种内水平，也有着多样性，包括3个方面：花色的多态性（flower color polymorphism）、花色的变化（flower color change）、花内颜色的变异（color variation within the flower）。

不同物种间花颜色的多样性是显而易见的。例如，耧斗菜属 *Aquilegia* 植物主要分布在北温带：在欧亚大陆的物种花色基本是紫色、花蜜距较短、主要为熊蜂传粉；分布在北美的由蜂鸟传粉的物种花色为红色、花蜜距中等长度；而由蛾类传粉的物种花色为白色、花蜜距较长（Hodges 等，2003）。对该属的系统发育分析表明，花色的种间变化与传粉者的转变有关（Whittall 和 Hodges，2007）。近缘的沟酸浆属植物 *Mimulus lewisii* 为粉色花、*M. cardinalis* 为红色花，分别由蜂类和蜂鸟传粉。对两种杂交 F_2 代的传粉者选择实验表明蜂类偏好花青素、类胡萝卜素含量低的花，而蜂鸟偏好花青素含量高、花蜜多的花。一个提高花瓣中类胡萝卜素的等位基因，可降低80% 的蜂类访花频率（Schemske 和 Bradshaw，1999），这些结果支持花色多样性的演化受传粉者偏好的选择。对矮牵牛属 *Petunia*、蝇子草属 *Silene*、苦苣苔属 *Gesnerieae* 等属的研究也支持花色的变异与传粉者的选择有关。

花色的多态性，是指同一物种内，不同个体或居群间花色差异。例如圆叶牵牛 *Ipomoea purpurea* 的花冠有紫色、粉色、白色（Clegg 和 Durbin，2003；Durbin 等，2003），花蔺 *Butomus umbellatus* 的雌蕊群有粉色和白色（Huang 和 Tang，2008）等。其中圆叶牵牛花色多态性的分子机理已较为清楚，其花色由4个位点决定：P/p 决定花的色彩，PP 和 Pp 决定了蓝色，pp 决定粉红色；W/w 决定颜色的深（WW）、浅（Ww）和白色（ww）；I/i 对 W/w 位点有上位效应，ii 对 WW 和 Ww 有表型效应，能加强颜色的效果，II 和 Ii 则没有表型效应；A/a 具有极高的突变率，Aa 比 AA 的颜色更浅，稳定的纯合子 aa 导致花冠呈现白色，不稳定的 aa 则会使花瓣呈现出白色上带有其它色彩（Ennos 和 Clegg，1983；Epperson 和 Clegg，1988，1992）。

花色的变化指同一朵花颜色随时间发生改变。花色变化的现象至少存在于77个科中，通常表现为老的花被保留下来并且呈现不同的颜色（Weiss，1995）。Weiss（1991，1995）通过对比多个具有花色变化植物中的访花行为，发现花色改变后导致传粉者的访问次数降低，表明花色变化是为了适应传粉者的行为，并且伴随着生理行为的改变。传粉者在减少对已授粉花不必要访问的同时，增加对新开放花的访问，也提高了觅食的效率。花色的改变还减少传粉者在单花序访问的时间，从而减少同株异花授粉（Ida 和 Kudo，2003）。Kudo 等（2007）采用人工花序模拟花色变化和保留对传粉成功的影响，结果表明对单花序而言，保留变色的花序增加了对传粉者的吸引，减少了取食时间和同株异花授粉几率；而对多花序而言，保留变色花序不能增加传粉者吸引，却能提高在单花序的传粉效率。

花内颜色的变异指同一花内不同部分、甚至同一类型的结构颜色差异。例如异型雄蕊（heteranthery），在同一朵花内出现形态、颜色不同的

雄蕊，被称为给食型雄蕊（Feeding stamen）和传粉型雄蕊（Pollinating stamen）。这种雄蕊颜色上的分化也往往表现功能上的分工，可能与对传粉者指示作用有关（任明迅，2009）。例如水生单子叶植物雨久花（*Monochoria korsakowii*）有 6 个雄蕊，其中 5 个雄蕊呈黄色、1 个雄蕊较大为紫褐色。Tang 和 Huang（2007）通过去除黄色或紫色雄蕊，对比观察蜂类的访花频率、花粉移出（pollen removal）和柱头上落置的花粉量，结果表明去除黄色雄蕊明显降低访花频率，从而减少传粉传递。随后的研究也表明，雄蕊分工使得传粉型雄蕊移出的花粉多于不存在分工的花移出的总花粉，移出更多花粉的选择有助于推动异型雄蕊的分化（Vallejo-Marin 等，2009）。

花色的多样性是生物多样性中最为复杂的性状之一，不仅体现在不同层次上，而且几乎可以呈现在花的每个部分。除常见的花瓣颜色多态性外，在一些植物中也发现雌蕊颜色在个体间存在变异（Clegg 和 Durbain，2003；Huang 和 Tang，2008；Tang 和 Huang，2010）。美洲猪牙花（*Erythronium americanum*）在北美东部的一些居群中表现出明显的花粉颜色的二态性，花粉颜色主要为黄色，但一些个体有红褐色花粉。James Thomson 等利用美洲猪牙花自然的花粉颜色作为标记，开展了一系列花粉流的研究工作（Thomson，1986；Thomson 和 Thomson，1989）。近年来，利用毛茛科 *Nigella degenii* 的两个亚种花粉颜色的差异，开展了进化生态学研究（Andersson 和 Jorgensen，2005；Jorgensen 等，2006）。在实验条件下，传粉者对深色花粉和浅色花粉的个体的访问，没有表现出明显地频率依赖的模式。深色花粉作为花粉供体在结实率上有选择优势，但其子代两种颜色花粉的比例并没有表现出偏深色花粉的优势。这些结果为解释两种花粉颜色的个体在不同居群有不同的比例提供了可能的解释（Jorgensen 等，2006）。

2　花色多样性进化的研究方法

物种之间花色的差异是由传粉者施加的选择压力导致的，这一观点的提出可以追溯到 18 世纪 Kölreuter 和 Sprengel 的时代（Sprengel，1793）。目前研究花色多样性的方法，主要是验证传粉者是否为主要选择因子，归纳起来大致有 4 种方法：

第 1 种方法是通过模型花（model flowers）的构建来观察传粉者的行为。将传粉者每种偏好的特征称为一种模型（model），每种模型构建一种类型的假花，观察传粉者对于假花的行为偏好。例如，为了模拟毛亚麻 *Linum pubescens* 不同花色对于蝇类传粉者的吸引作用，Johnson 和 Dafni（1998）用 6 种类型的假花（红，粉红，桔红，蓝，黄，白），分别代表不同的花色表型，发现蝇类对于红色模型花的偏好高于其它类型。模型花构建的优点是操作简单，对某种特征能开展有针对性的研究。缺点是模拟的花与真实的花之间有较大出入，并且只能观察访花的偏好，不能检测访花偏好造成的适合度变化。

第 2 种方法是遗传操控（genetic manipulation）。例如，Bradshaw 和 Schemske（2003）通过对 *YUP* 位点的野生型（红色）和突变型（桔黄色）的传粉观察，发现野生型的传粉者访问几率大大高于突变型。这种方法的优点是能有针对性地研究花色基因的功能，从而能得出令人信服的结果。但是需要对研究对象的遗传背景清楚，所需成本较高，目前仍未得到广泛的运用。

第 3 种方法是表型操控（phenotypic manipulation）（Waser 和 Price，1983；Campbell 等，2010，2012）。表型操控是通过人为改变某一花部特征，观察改变前后传粉者对该特征的行为差异，以及由此所产生的适合度影响，从而推测该特征的适应意义。花色的表型操控往往是通过将某些部位涂成或替换为不同的颜色，观察传粉者的偏好。珙桐是我国特有的山地树木，因其头状花序有 2 个白色苞片而著名。苞片开始为绿色，到花药成熟的时候变为白色。苞片变白，苞片内叶肉细胞解体，失去了光合作用的功能。Sun 等（2008）通过用白纸、绿纸替换苞片，进行野外观察，结果表明：访花昆虫对自然的花序与白纸替代苞片的花序没有偏好、但访问频率都比在绿纸替换白色苞片的花序和去掉白色苞片的花序上高，表明白色苞片有吸引传粉昆虫的作用。表型操控的优点是简便易行，能有针对性开展研究。缺点是难以测量出传粉者导致的雄性适合度的差异。

第 4 种方法是对比研究自然界野生和变异个体的适合度的差异（Tang 和 Huang，2010），这种方法本质上也是一种遗传操控。与遗传操控的

区别在于，不用了解遗传背景。可以直接通过野外观察获得变异个体对环境适应的特征。由于自然界能够观察到的突变现象数量很有限，限制了该方法的广泛应用。

这些方法在实际的应用当中，不仅仅可以用于花色对于传粉者的适应意义研究，还可以研究对于其它因素的适应意义。

3 花色进化的三种假说

前人提出了3种有关花色进化的假说，分别是遗传漂变假说、传粉者介导选择假说、多效性假说。

3.1 遗传漂变假说

花色分化的遗传漂变假说，是由Wright（1943）提出，用于解释花荵科 *Linanthus parryae* 中蓝色和白色个体的斑块状分布和相间分布。这种假说主要基于理论模型的推测，缺乏相应实验证据支持。为检验这一假说，Schemske 和 Bierzychudek（2001，2007）通过对 *L. parryae* 野外居群的大小和空间分布分析，并且采用分子标记对基因流的分析和长期的野外实验，认为遗传漂变的可能性几乎是不存在的，选择才是维持花色多态性的原因。尽管遗传漂变假说的支持者较少，但对于自然界那些不存在自然选择的花色多样性现象，可作为一个可能的解释。

3.2 传粉者选择假说

花色可引导传粉者识别花提供的食物资源和质量，传粉者由于对食物的需求不同而偏好不同花色，传粉者的偏好造成了访花频率的差异，访花频率的差异可能导致不同花色个体的适合度差异，从而介导了花色的分化（Faegri 和 van der Pijl，1979；Fenster 等，2004）。传粉者的偏好是传粉者介导花色进化的两个前提之一，另一个前提是自然授粉条件下存在花粉限制。只有存在花粉限制的条件，传粉者对不同花色表型的植物有差异的访问，才可能导致繁殖成功的差异（Mogford，1974；Waser 和 Price，1981；Stanton，1987；Rausher 和 Fry，1993；Comba 等，2000；Gigord 等，2001；Jones 和 Reithel，2001）。

传粉者介导花色分化的证据来自于不同科属的物种表现出的“传粉综合特征”（pollination syndromes）。传粉综合特征的观点认为，出于传播花粉的需要，植物的一系列花部特征受到特定传粉媒介的选择，这些特征中包括花色、花形状、花冠管长、报酬类型等。选择作用的结果是，自然界中某类传粉者偏好的花色，常常也具有相应的传粉综合特征。例如，鸟媒植物的花，常常呈现红色，一般具有延长的花管、较少的花分枝、伸出的柱头、较稀释的花蜜；蜂媒植物的花，呈现蓝紫色，具有较为宽阔的花管、伸出的柱头、少量而高浓度的花蜜；蛾类传粉的花，一般具有白色和香味，具有长花冠和夜间开放的特性（Faegri 和 van der Pijl，1979；Rausher，2008）。

关于传粉者介导花部特征演化，目前还存在着争议。传粉者介导选择的诸多证据中，有的证据仅仅是间接证据。验证“传粉综合特征”概念的实验研究，既有支持的证据（Reynolds 等，2009），也有质疑的例子（Ollerton，1996，1998；Waser 等，1996；Ollerton 等，2009）。例如传粉者的种类与访花频率常常存在年际变化，但植物的花部特征是如何维持稳定的呢？Gong 和 Huang（2011）通过在群落水平上调查传粉者访花的种类与频率在3年间的变化，考察了传粉者功能群的访花偏好，发现不同种类的昆虫确实对花色等性状表现出明显的偏好，尽管昆虫种类在年际间有较大差异。

为了解决传粉者在什么条件下发挥选择作用的问题，Rausher（2008）提出直接的证据必须具备两个条件，一是选择确实对花色的表型发生了作用，二是这个选择的动因是传粉者。按照这样的标准，仅有为数不多的例子是直接支持传粉者选择花色演化的。例如，萝卜 *Raphanus sativus* 的花色多态性由两个位点决定，Irwin 和 Strauss（2005）进行了两种授粉实验，第一种处理所采用混合花粉比例，等于自然条件下的不同花色型的比例（反映自然条件下的花粉来源）；第二种处理的花粉，来自每种花色表型数量彼此相等的花朵（反映基因型的组成）。通过子代分析（progeny analysis）发现两种处理导致了不同的比例，表明传粉者对不同花色表型雄性适合度有选择作用。Waser 和 Price（1981）对不同花色表型分别进行自然授粉和人工授粉，两种花色表型的自然授粉结实率存在显著性差异，而人工授粉之后的结实率则无差异。表明传粉者造成不同花色表型雄性适合度的差异。花荵科吉利草属

Ipomopsis aggregata 和 *I. tenuituba* 共同生长的杂交区域内，红色物种 *I. aggregata* 的种子产量和雄性异交成功都高于白色物种 *I. tenuituba* 和两者的杂交物种。当把红色物种 *I. aggregata* 分别涂上红色和白色后，涂上红色的个体比涂上白色的个体获得了更多的传粉者访问和更高的种子产量。而把两个物种以及它们的杂交个体都涂上红色时，传粉者访问频率和种子产量则没有差异（Melendez-Ackerman 和 Campbell，1998）。

3.3　多效性假说——非传粉者选择

如果花色是吸引传粉者的视觉信号，那么也会引起植食动物的注意。植食者能啃食整个花部器官或破坏部分花部结构。当啃食者与传粉者有相同的颜色偏好时，可能抵消一部分传粉者对植物适合度所产生的正向作用。因此，在非传粉者的选择因素中，种子扩散前啃食（pre-dispersal predation）作用很可能影响花色的演化。例如，很多花的胚珠或种子就遭受昆虫幼虫的啃食。另一方面，花色对植物适合度的影响不一定是来源于视觉上，而是通过花色的“多效性”（pleiotropic effect）作用。所谓花色的多效性，是指花色所具有的其它生理特性造成对花色的间接选择。已知一些与花青素相关的合成酶，也同时是合成其它类黄酮的必需物质；不同的类黄酮会影响植物的生理生态特征，而不同的生理生态特征的选择，会使得花色的表型也因相关基因的选择而呈现出多态性（Strauss 和 Whittall，2006；Rausher，2008）。例如，在萝卜和春美草属 *Claytonia virginica* 中，含有色素的植物能够产生更多的抗啃食者的代谢物硫代葡萄糖苷（glucosinolates），导致食草昆虫偏好那些不含色素的个体，由此间接产生了对花色的选择（Irwin 等，2003；Frey，2004）。值得注意的是，啃食者对花色的选择并不一定都是负向的，植物对抗啃食者可能有不同的策略，即抵抗（resistance）或忍耐（tolerance）。当植物采取忍耐的策略时，对适合度的影响或者是正的，或者是负的；当采取抵抗策略时，一般表现为对适合度的不利影响（Rausher，2001）。

花色的多样性还可能受到非生物因素的间接选择，植物所含有的色素分子，与对抗不利的环境有直接的关系（Warren 和 Mackenzie，2001；Coberly 和 Rausher，2003，2008；Fehr 和 Rausher，2004；Schemske 和 Bierzychudek，2001，2007；Mu 等，2010；Tang 和 Huang，2010）。例如，Warren 和 Mackenzie（2001）对比 5 个具有花色多态性的物种在干旱和水分充足的条件下的适合度，发现含有色素的表型在干旱的环境下表现更好，而无色素的表型在水分充足的条件下具有更高的适合度。对沙漠植物 *Linanthus parryae* 的长期研究也表明，蓝色花表型在干旱条件下比白色花表型具有更高的适应性，而白色花表型在降雨量较高的条件下则适合度高于蓝色花表型（Schemske 和 Bierzychudek，2001，2007）。这些研究表明花色的多态性与土壤水分有关。对黄蓉花属（*Dalechampia*）和槭属（*Acer*）性状转变进行的系统发育分析显示，这两个属的花和营养器官的色素很可能是多效性相关的，花色与营养器官的颜色相关比传粉者的直接选择能更好地解释这两个属花色的分化。如在黄蓉花属中粉色或紫色的苞片很可能是来源于对茎和叶的色素选择的间接反应（Armbruster，2002）。

同传粉者研究一样，多效性的例子中往往也只提供了间接的证据，没有排除传粉者在其中所起的选择作用。因此，要确定多效性的选择作用必须满足：受选择的多效性基因必须是与花色相关的基因、传粉者不起选择作用（Rausher，2008），目前，只有少数几个研究提供了相关证据。小天蓝绣球 *Phlox drummondii* 白色表型的存活率、花数、繁殖力、相对适合度比红色表型显著偏低，且该种中不存在传粉者的偏好，从而表明白色个体不利是多效性选择导致的（Levin 和 Brack，1995）。具有蓝色和白色的花色多态性的兰花参属 *Wahlenbergia albomarginata*，在新西兰的白色花比例却远远高于其它地区，70% 的表型是白色。通过表型操控的方法，将白色花涂成蓝色后，访问频率和花粉移除量提高，说明蓝色花很稀少的原因不是传粉者的偏好，可能是其它原因例如多效性导致的（Campbell 等，2012）。

验证多效性假说，除了要满足于上述的两个条件外，还有必要对可能发生的选择因素进行验证。我们对具有花色二态性的水生植物花蔺 *Butomus umbellatus* 进行连续两年的野外观察，传粉者偏好实验表明三种不同类型的传粉者对两种花色基本没有明显的偏好。分别在高水位和低水位下进

行人工授粉，发现红色个体在高水位种子产量低于在低水位时，而白色个体在两种水位下则没有显著差异；此外，通过降雨量和种子产量的回归分析，发现在红色个体中降雨量和种子产量呈现负相关，而白色个体中则没有相关性。结果表明白色个体在水位高时，相对耐淹；从而支持波动的水位维持了花蔺花色的多态性（Tang 和 Huang，2010）。

4 花色进化的综合研究

如果说，花色对传粉者的吸引对植物的繁殖起到正向作用的话，啃食昆虫则往往体现负向的作用，非生物因素在不同的环境下表现出复杂的选择作用。在不同的花色系统中，传粉者、啃食昆虫、非生物因素所发挥的作用也不尽相同。因此，目前研究花色的演化，越来越倾向于综合考虑多种因素的作用。花色演化中有待解决的问题有：1）在科属级水平上花色的演化趋势是怎样的？2）在特定系统中，花色的进化受到哪些因素的影响，呈现什么样的规律？以上两方面的问题，彼此之间并不是孤立的，需要同时展开进行。近年来一些新方法的发展，为解决花色进化问题提供了契机，例如系统发育（phylogenetics）的方法、表型选择（phenotypic selection）的方法、花色定量的方法。

4.1 演化趋势的探究

利用系统发育分析的方法研究科属水平上花色演化的趋势，表明花色转变方向的不确定性。如在多个属中发现主要趋势是从蜂类传粉向蜂鸟传粉，即花色从蓝紫色向红色、从有色到无色的转变，而相反的转变则概率较小（Rausher，2008）。但在钓钟柳属（*Penstemon*）中，有色花的物种转变成为无色花物种，但祖先种保留了有色花的性状，所以钓钟柳属在自然条件下白色花型的物种很少（Smith 等，2010）。另外一个可能解释称为差异分化假说（differential diversification hypothesis），指的是一些具有特定花色的类群分化速率与其它类群具有差异，这些类群由于分化的物种多，它们所含有的花色类型的物种数也相应的高。

利用系统发育分析的方法研究传粉者介导的花的演化，是近年兴起的方法。系统发育分析首先要构建物种的演化关系，常用极大似然法（Maximum parsimony）和贝叶斯方法（Bayesian methods）构建系统树，然后通过物种间分化关系来分析某个特征的分化。对某一类群构建系统树后，在系统树上对每个物种标记花色和对应的传粉者，根据花色和传粉者各自分化时间的早晚对两者分化关系进行预测。如果传粉者的分化早于花色的分化，或两者同时出现分化，则认为花色的进化是由于适应传粉者的需要；而如果花色的分化早于传粉者的分化，则推测花色的进化可能与传粉者的分布的改变有关，抑或是遗传漂变的结果；如果没有出现以上的情况，则认为花色的分化与传粉者的转变没有关系（Smith，2010）。通过对苦苣苔族4个属的物种系统发生学的分析，确定了苦苣苔族中，花色转变的方向是不对称的，一般是从红色向其它花色的转变，花色的进化与其它的特征是一致的，共同构成与蜂鸟和蝙蝠的传粉综合特征（Martén-Rodríguez 等，2010）。而在茑萝类群（*Quamoclit*）的系统发育分析和 BiSSE 模拟的研究中，花色的改变遵从差异分化假说（Smith 等，2010）。为了更清楚了解科属水平上花色进化的总体趋势，还需要在更多的类群中进行研究，以期认识到更加普遍的分化模式。

4.2 选择因子的验证

花色的进化受到哪些因素的推动与维持？这些因素强度如何？花色作为花部特征的一个重要方面，与其它花部特征之间是否存在着相互作用（Armbruster，2002）？认识这些问题，首先要解决花色的量化问题。肉眼判断花色，结果会因人而异。花色量化的方法通常有英国皇家园艺学会比色卡（Royal Horticultural Society Color Chart，RHSCC）、分光色差仪（Colorimeter）、便携式光谱仪（Spectrometer）等。对花色定量方法的文章可参见文献 Caruso 等（2010）、He 等（2011）、李庆良等（2012）。

目前的几种假说多强调单一生态因子对花色的作用，同时研究传粉者、啃食者、非生物因素的共同作用是近年来研究花部特征演化的趋势。表型选择的方法恰好为量化选择因素提供了理论支持。自然选择的过程可以看作适合度和表型的多变量函数关系（Phillips 和 Arnold，1989），将这种函数关系用一个多维空间来表示，称为“表型空间”。单个表型特征和适合度之间的定

向选择梯度值，可以用于估计选择强度的值，而不同表型特征之间的二次选择梯度则可以反映不同形态特征之间相关的进化关系（Lande 和 Arnold，1983；Phillips 和 Arnold，1989）。表型选择的方法已有较为成功的应用，特别是在不同花部特征的相关进化上（Reynolds 等，2009）。而将花色的量化也纳入表型选择分析之后，可以解决两个重要问题：一是确定哪些生态因子对花色施加了选择，对施加了选择的因素计算其选择强度大小；二是计算花色与其它表型特征的相关进化关系是否存在，以及大小。

在确定不同生态因子对花色进化作用的方面，通过对南非山龙眼属（*Protea*）4 个种 10 个居群中两种花色表型的物种形态、幼苗存活率、繁殖成功、啃食频率等因素的对比，发现白色个体产生更大的种子和更高的萌发率，但被啃食比例也更高。因此，花色多样性的形成是不同花色型个体适合度的差异、对啃食抵抗程度的不同共同造成的（Carlson 和 Holsinger，2010）。半边莲属（*Lobelia siphilitica*）的传粉者和啃食者对花色影响的定量研究则发现，传粉者和啃食者不是形成不同花色的因素，而是维持多样性的因子（Caruso 等，2010）。

有研究表明，花色的进化与某些花部性状有互作关系，例如花色与花冠形状（Martén-Rodríguez 等，2010）；而与另一些花部特征则无关，例如花色与气味（Odell 等，1999；Majetic 等，2008）。利用表型选择的方法研究花色与其它花部特征的关系，目前开展得还很少。

5　展望

关于花色多样性的维持与演化，目前流行的主要假说是传粉者介导假说。已有不少实验证据支持这一传统假说，认为花色多样性是由传粉者的选择引起。人们近年来也认识到，非传粉者的因素在花色演化中同样发挥了作用，如啃食者的选择和物理环境的选择。

如果花色是提供给传粉者的觅食信号，通过传粉者访花来传递花粉；那么这种视觉信号同样吸引着其它的动物来取食。同种花色对不同的动物可能起到不同的作用，是“吸引”还是“警示”呢？花色与叶色的功能是否类似或经历了类似的选择（李俊等，2006）？因此，研究花部特征的演化，不仅要考虑传粉者与植物之间的互惠关系，也要考虑植物与啃食者的敌对关系（黄双全，2007）。可以预见，未来的有关花色的演化研究将综合考虑物种之间的多种联系、以及性状的系统发育抑制、与其它性状之间的相关关系。在方法上，将采用定量分析花的颜色变异，而不是常用肉眼判断花色的差异。研究的趋势逐渐从单一因素的作用转向考虑多因素的共同作用，从花色的定性逐渐转向量化，从较少的地点到较多的居群，从少数近缘种到较多的物种。结合表型选择的分析和系统发育的分析方法，将为研究花色的进化，提供更为可信的证据。

〔参　考　文　献〕

Andersson S，Jorgensen TH，2005. The genetic basis of naturally occurring pollen color dimorphisms in *Nigella degenii*（Ranunculaceae）［J］. *Journal of Heredity*，**96**（5）：550—556

Armbruster WS，2002. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition-probability study of blossom-color evolution in two genera［J］. *Journal of Evolutionary Biology*，**15**（3）：468—486

Bradshaw HD，Schemske DW，2003. Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers［J］. *Nature*，**426**（6963）：176—178

Campbell DR，Bischoff M，Lord JM *et al*.，2010. Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand［J］. *Ecology*，**91**（9）：2638—2649

Campbell DR，Bischoff M，Lord JM *et al*.，2012. Where have all the blue flowers gone：pollinator responses and selection on flower colour in New Zealand *Wahlenbergia albomarginata*［J］. *Journal of Evolutionary Biology*，**25**（2）：352—364

Carlson JE，Holsinger KE，2010. Natural selection on inflorescence color polymorphisms in wild *Protea* populations：the role of pollinators，seed predators，and intertrait correlations［J］. *American Journal of Botany*，**97**（6）：934—944

Caruso CM，Scott SL，Wray JC *et al*.，2010. Pollinators，herbivores，and the maintenance of flower color variation：a case study with *Lobelia siphilitica*［J］. *International Journal of Plant Sciences*，**171**（9）：1020—1028

Clegg MT，Durbin ML，2003. Tracing floral adaptations from ecology to molecules［J］. *Nature Reviews Genetics*，**4**（3）：206—215

Coberly LC，Rausher MD，2003. Analysis of a chalcones synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids：amelioration of heat stress［J］. *Molecular Ecology*，**12**（5）：1113—1124

Coberly LC, Rausher MD, 2008. Pleiotropic effects of an allele producing white flowers in *Ipomoea purpurea* [J]. *Evolution*, **65** (5): 1076—1085

Comba L, Corbet SA, Hunt H *et al.*, 2000. The role of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus* [J]. *Plant, Cell and Environment*, **23** (6): 639—647

Durbin ML, Lundy KE, Morrell PL *et al.*, 2003. Genes that determine flower color: the role of regulatory changes in the evolution of phenotypic adaptations [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29** (3): 507—518

Ennos RA, Clegg MT, 1983. Flower color variation in the morning glory, *Ipomoea purpurea* [J]. *The Journal of Heredity*, **74** (4): 247—250

Epperson BK, Clegg MT, 1988. Genetics of flower color polymorphism in the common morning glory (*Ipomoea purpurea*) [J]. *The Journal of Heredity*, **79** (1): 64—68

Epperson BK, Clegg MT, 1992. Unstable white flower color genes and their derivatives in the morning glory [J]. *The Journal of Heredity*, **83** (6): 405—409

Faegri K, van der Pijl L, 1979. *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd ed [M]. Oxford, UK: Pergamon Press, 81—86

Fehr C, Rausher MD, 2004. Effects of variation at the flower-colour A locus on mating system parameters in *Ipomoea purpurea* [J]. *Molecular Ecology*, **13** (7): 1839—1847

Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P *et al.*, 2004. Pollination syndromes and floral specialization [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35** (1): 375—403

Frey FM, 2004. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae) [J]. *Evolution*, **58** (11): 2426—2437

Gigord LDB, Macnair MR, Smithson A, 2001. Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **98** (11): 6253—6255

Glover BJ, Whitney HM, 2010. Structural colour and iridescence in plants: the poorly studied relations of pigment colour [J]. *Annals of Botany*, **105** (4): 505—511

Gong YB, Huang SQ, 2011. Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits [J]. *Oecologia*, **166** (3): 671—680

He QL, Shen Y, Wang MX *et al.*, 2011. Natural variation in petal color in *Lycoris longituba* revealed by anthocyanin components [J]. *PLOS ONE*, **6** (8): e22098

Hodges SA, Fulton M, Yang JY *et al.*, 2003. Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia* [J]. *New Phytologist*, **161** (1): 113—120

Huang SQ (黄双全), 2007. Studies on plant-pollinator interaction and its significances [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15** (6): 569—575

Huang SQ, Tang XX, 2008. Discovery of gynoecium color polymorphism in an aquatic plant [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50** (9): 1178—1182

Ida TY, Kudo G, 2003. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees [J]. *American Journal of Botany*, **90** (12): 1751—1757

Irwin RE, Strauss SY, 2005. Flower color microevolution in wild radish: evolutionary response to pollinator-mediated selection [J]. *The American Naturalist*, **165** (2): 225—237

Irwin RE, Strauss SY, Storz S *et al.*, 2003. The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish [J]. *Ecology*, **84** (7): 1733—1743

Johnson SD, Dafni A, 1998. Response of bee-flies to the shape and pattern of model flowers: implications for floral evolution in a Mediterranean herb [J]. *Functional Ecology*, **12** (2): 289—297

Jones KN, Reithel JS, 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **88** (3): 447—454

Jorgensen TH, Petanidou T, Andersson S, 2006. The potential for selection on pollen colour dimorphisms in *Nigella degenii*: morph-specific differences in pollinator visitation, fertilization success and siring ability [J]. *Evolutionary Ecology*, **20** (4): 291—306

Kudo G, Ishii HS, Hirabayashi Y *et al.*, 2007. A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees [J]. *Oecologia*, **154** (1): 119—128

Lande R, Arnold SJ, 1983. The measurement of selection on correlated characters [J]. *Evolution*, **37** (6): 1210—1226

Levin DA, Brack ET, 1995. Natural selection against white petals in *Phlox* [J]. *Evolution*, **49** (5): 1017—1022

Li J (李俊), Gong M (龚明), Sun H (孙航), 2006. Advances in research of aposematic coloration in plant [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **28** (2): 183—193

Li QL (李庆良), Ma XK (马晓开), Chen J (程瑾) *et al.*, 2012. Quantitative studies of floral color and floral scent [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **20** (3): 308—316

Majetic CJ, Raguso RA, Ashman TL, 2008. The impact of biochemistry vs. population membership on floral scent profiles in colour polymorphic *Hesperis matronalis* [J]. *Annals of Botany*, **102** (6): 911—922

Martén-Rodríguez S, Fenster CB, Agnarsson I *et al.*, 2010. Evolutionary breakdown of pollination specialization in a Caribbean plant radiation [J]. *New Phytologist*, **188** (2): 403—417

Melendez-Ackerman EJ, Campbell DR, 1998. Adaptive significance of flower color and inter-trait correlations in an *Ipomopsis* hybrid zone [J]. *Evolution*, **52** (5): 1293—1303

Mogford DJ, 1974. Flower colour polymorphism in *Cirsium palustre*. 2. Pollination [J]. *Heredity*, **33** (2): 257—263

Mu J, Li GY, Sun SC, 2010. Petal color, flower temperature, and behavior in an alpine annual herb, *Gentiana leucomelaena* (Gentianaceae) [J]. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, **2**: 219—226

Odell E, Raguso RA, Jones KN, 1999. Bumblebee foraging responses to variation in floral scent and color in snapdragons (Antirrhinum: Scrophulariaceae) [J]. *The American Midland Naturalist*, **142** (2): 257—265

Ollerton J, 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems [J]. *Journal of Ecology*, **84** (5): 767—769

Ollerton J, 1998. Sunbird surprise for syndromes [J]. *Nature*, **394** (6695): 726—727

Ollerton J, Alarcon R, Waser NM *et al*., 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis [J]. *Annals of Botany*, **103** (9): 1471—1480

Phillips PC, Arnold SJ, 1989. Visualizing multivariate selection [J]. *Evolution*, **43** (6): 1209—1222

Rausher MD, 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies [J]. *Nature*, **411** (6839): 857—864

Rausher MD, 2008. Evolutionary transitions in floral color [J]. *International Journal of Plant Sciences*, **169** (1): 7—21

Rausher MD, Fry JD, 1993. Effects of a locus affecting floral pigmentation in *Ipomoea purpurea* on female fitness components [J]. *Genetics*, **134** (4): 1237—1247

Ren MX (任明迅), 2009. Intrafloral stamen differentiations and their adaptive significances [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **33** (1): 222—236

Reynolds RJ, Dudash MR, Fenster CB, 2009. Multiyear study of multivariate linear and nonlinear phenotypic selection on floral traits of hummingbird-pollinated *Silene virginica* [J]. *Evolution*, **64** (2): 358—369

Schemske DW, Bierzychudek P, 2001. Evolution of flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited [J]. *Evolution*, **55** (7): 1269—1282

Schemske DW, Bierzychudek P, 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? [J]. *Evolution*, **61** (11): 2528—2543

Schemske DW, Bradshaw, 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*) [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96** (21): 11910—11915

Smith SD, 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution [J]. *New Phytologist*, **188** (2): 354—363

Smith SD, Miller RE, Otto SP *et al*., 2010. The effects of flower color transitions on diversification rates in morning glories (*Ipomoea* subg. *Quamoclit*, Convolvulaceae) [A]. In: Long M, Gu H, Zhou Z (eds.), *Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 200 Beijing International Conference* [M]. Beijing, China: Higher Education Press, 202—226

Sprengel CK, 1793. Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. English translation by Haase P [A]. In: Lloyd DG, Barrett SCH (eds). *Floral Biology* [M]. New York, NY: Chapman and Hall, 3—43

Stanton ML, 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: II. Factors limiting seed production [J]. *American Journal of Botany*, **74** (2): 188—196

Strauss SY, Whittall JB, 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits [A]. In: LD Harder, SCH Barrett, eds. *Ecology and Evolution of Flowers* [M]. Oxford: Oxford University Press, 120—138

Sun JF, Gong YB, Renner SS *et al*., 2008. Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nyssaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction [J]. *American Naturalist*, **171** (1): 119—124

Tang LL, Huang SQ, 2007. Evidence for reductions in floral attractants with increased selfing rates in two heterandrous species [J]. *New Phytologist*, **175** (3): 588—595

Tang XX, Huang SQ, 2010. Fluctuating selection by water level on gynoecium colour polymorphism in an aquatic plant [J]. *Annals of Botany*, **106** (5): 843—848

Thomson JD, 1986. Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming [J]. *Journal of Ecology*, **74** (2): 329—341

Thomson JD, Thomson BA, 1989. Dispersal of *Erythronium grandiflorum* pollen by bumblebees: Implications for gene flow and reproductive success [J]. *Evolution*, **43** (3): 657—661

Vallejo-Marín M, Manson JS, Thomson JD *et al*., 2009. Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, **22** (4): 828—839

Warren J, Mackenzie S, 2001. Why are all colour combinations not equally represented as flower-color polymorphisms? [J]. *New Phytologist*, **151** (1): 237—241

Waser NM, Chittka L, Price MV *et al*., 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters [J]. *Ecology*, **77** (4): 1043—1060

Waser NM, Price MV, 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii* [J]. *Evolution*, **35** (2): 376—390

Waser NM, Price MV, 1983. Pollinator behavior and natural selection for flower colour in *Delphinium nelsonii* [J]. *Nature*, **302** (5907): 422—424

Weiss MR, 1991. Floral colour changes as cure for pollinators [J]. *Nature*, **354** (6350): 227—229

Weiss MR, 1995. Floral color change: a widespread functional convergence [J]. *American Journal of Botany*, **82** (2): 167—185

Whittall JB, Hodges SA, 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers [J]. *Nature*, **447** (7145): 706—709

Whitney HM, Kolle M, Andrew P *et al*., 2009. Floral iridescence, produced by diffractive optics, acts as a cue for animal pollinators [J]. *Science*, **323** (5910): 130—133

Wright S, 1943. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae* [J]. *Genetics*, **28** (2): 139—156